Zur diagrammatischen Darstellung dekussierter Sympodialsysteme

von

Dr. **Rudolf Wagner** (Wien).

(Mit 8 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 29. Oktober 1914.)

Eine unerläßliche Vorbedingung für das Studium komplizierter Verzweigungssysteme, wie sie in ihrer extremsten Form die Baumkronen aufweisen, ist die Analyse einzelner Äste, bei denen die Vorgänge des Sekundärwachstums noch nicht weit genug gediehen sind, um die eindeutige morphologische Bestimmung der einzelnen Elemente zu verhindern. Gestützt auf die dabei gewonnenen Erfahrungen wird man sich an die Beurteilung stärkerer Äste wagen dürfen und so zu einer wesentlich exakteren Deutung der Krone gelangen, als sie bisher erreichbar schien. Nun ist es ohne weiteres klar, daß als Ausgangsmaterial am besten solche Sträucher oder Bäume gewählt werden, die eine recht übersichtliche Blattstellung aufweisen und das ist vor allem die dekussierte.

Trotz dieser relativen Einfachheit der Verhältnisse haften den üblichen Darstellungen beträchtliche Mängel an; so werden Abbildungen, wie sie etwa auf photographischem Wege gewonnen werden, nur ausnahmsweise, in ganz besonders günstigen Fällen den Anforderungen des Analytikers genügen und meistens wird eine ausgiebige Interpretation durch beigegebene Verzweigungsformeln[1] nötig sein; der

[1] Begründet und zuerst angewandt in R. Wagner, Bau und Aufblühfolge der Rispe von *Phlox paniculata* L., in diesen Sitzungsberichten, Bd. 110, Abt. I, p. 512 u. f. Cfr. Referat von R. v. Wettstein in Österr. Bot. Zeitschr.,

Aufriß, wenn auch schematisiert, versagt sehr bald und bedarf vielfach der nämlichen Ergänzung; die rein deskriptive Darstellung verbietet sich durch ihre Schwerfälligkeit, wie sie Fritsch vor Jahren treffend illustriert hat.[1] So bleiben nur noch die erwähnten Formeln, die an sich ja ganz eindeutig sind, deren Übersetzung in das Räumliche aber nur in den einfacheren Fällen ohne graphische Hilfsmittel gelingt.

Bezeichnen wir in einem dekussierten System die Transversalblätter mit $\mathfrak{a}_s$ und $\mathfrak{a}_d$, $\mathfrak{c}_s$ und $\mathfrak{c}_d$, $\mathfrak{e}_s$ und $\mathfrak{e}_d$ usw., wobei s ([folium] sinistrum) und d ([folium] dextrum) als Richtungsindices in gewohntem Sinne gebraucht werden, die Medianblätter mit $\mathfrak{b}_a$ und $\mathfrak{b}_p$, $\mathfrak{d}_a$ und $\mathfrak{d}_p$, $\mathfrak{f}_a$ und $\mathfrak{f}_p$ usw., wobei a ([folium] anticum) und b ([folium] posticum) über die Stellung zur Abstammungsachse orientieren; geben wir ferner den Achselprodukten, die durch die entsprechenden großen deutschen Buchstaben bezeichnet werden, einen Generationsindex, der um eins höher sein muß als der der Abstammungsachse und somit ihrer Blätter,[2] so erhält man eine vollkommen eindeutige Bezeichnung, die die sofortige Konstruktion des Diagrammes ermöglicht. In zahlreichen Fällen wird man sich das Verzweigungssystem ohne graphische Hilfsmittel direkt von der Formel weg vorstellen können, eine Möglichkeit, die in hohem Maße von der Übung abhängt. Beinhaltet aber die Formel mehrere Äste, von denen jeder einzelne wieder koordinierte Sympodialsysteme umfaßt, dann wird schließlich

---

Bd. 52 (1902), p. 79 u. 80; Referat von Fritsch in Bot. Zentralbl., Bd. 91 (1903), p. 358 u. 361. Auszug daraus in C. K. Schneider, Illustr. Handwörterbuch d. Botanik, p. 328 bis 330 (1907).

[1] Fritsch, l. c., kopiert in Schneider, l. c., p. 328.

[2] Die hier zur Verwendung gelangenden Generationsindices sind alle relativ; nur in den allerseltensten Fällen wird man in der Lage sein, den absoluten Index zu ermitteln. Das Korrekteste wäre es wohl, der niedrigsten Seitenachse den Index $x+1$ zu geben, allein die konsequente Anwendung dieser Bezeichnung führt zu allzulangen Formeln, wodurch die Übersichtlichkeit leidet. Daher scheint es mir am besten, bei solchen Beschreibungen entweder die relativen Indices anzugeben oder bei der niedrigsten Generation anzugeben, daß die in Frage stehende Seitenachse mindestens etwa der sechsten oder achten Sproßgeneration angehört, etwa durch Bezeichnung mit $\mathfrak{X} \geqq 8$.

jede Vorstellungskraft versagen und man wird die Zuflucht zum Diagramm nehmen.

Gehen wir von einem einfachen Falle aus. In mehreren konsekutiven Sproßgenerationen werden je vier Blattpaare entwickelt, die Innovationen stehen jeweils in der Achsel des zweiten vorderen Medianblattes. Es kommt somit ein Sichelsympodium zustande. Versucht man diese Sproßfolge in gewohnter Weise darzustellen, wobei hinsichtlich der Qualität der Blätter in keiner Weise präjudiziert wird, so erhält man das in Fig. 1 mitgeteilte Bild. Die dick ausgezogenen Kreise bezeichnen die Achsen ohne Rücksicht auf die Art ihres Verhaltens oberhalb des vierten Blattpaares.

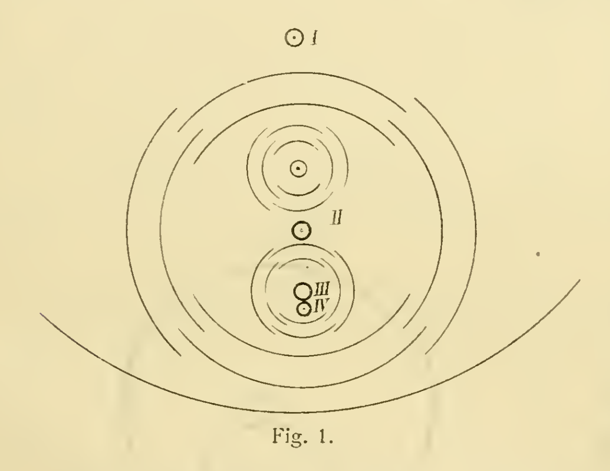


Fig. 1.

Da nun die Blätter des nämlichen Knotens mit dem nämlichen Radius zu zeichnen sind, die eines tiefer inserierten mit einem größeren, so sind derartigen Diagrammen recht enge Grenzen gezogen. Wie man sofort sieht, steigt für den in Fig. 1 dargestellten Fall das Format des Diagramms mit jeder weiteren Sproßgeneration in einer geometrischen Reihe, deren Exponent nahezu gleich zwei genommen werden muß und bereits nach wenigen Generationen steigen die Anforderungen über jedes Buchformat.

Ein noch einfacherer Fall ist in Fig. 2 gegeben. Wir sehen mit I bezeichnet eine Infloreszenz, dargestellt durch zwei konzentrische Kreise. In der Achsel des der nämlichen

Achse angehörigen Laubblattes steht ein durch die Infloreszenz II abgeschlossener Sproß, der vier Laubblätter trägt. In der Achsel des nach vorne fallenden zweiten Medianblattes hat sich wieder ein Sproß gebildet, der das nämliche Verhalten zeigt. So geht das durch mehrere Sproßgenerationen weiter, und zwar ist der Fall nicht etwa ein lediglich konstruierter,

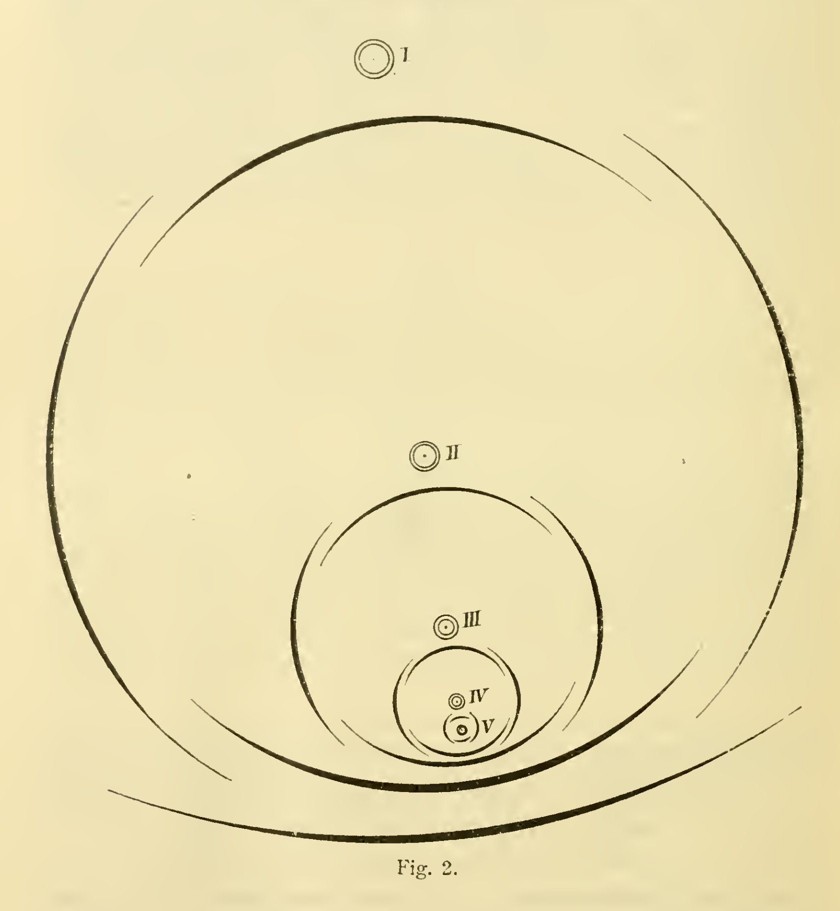


Fig. 2.

sondern er kommt in verschiedenen einander ganz fremden Familien vor, worüber näheres in nächster Zeit zur Veröffentlichung gelangt. Das hier zur Verfügung stehende Oktavformat würde gerade noch zur Not eine weitere Sproßgeneration zulassen, dagegen völlig versagen, wenn Fälle darzustellen sind, wie wir sie unten kennen lernen, wobei

zwölf und mehr Sproßgenerationen in ihren Stellungsverhältnissen sinnenfällig gemacht werden sollen.

Hier stellt sich somit das Bedürfnis nach einer anderen Diagrammform ein, die der bisherigen Darstellungsweise gegenüber den Vorteil bietet, daß ihr Platzverbrauch ein sehr viel geringerer ist.

In Fig. 3 sehen wir ein Sichelsympodium dargestellt, dessen höchstes Glied als $\mathfrak{X}_{a2}\mathfrak{B}_{a3}\mathfrak{B}_{a8}$ anzusprechen ist; in dieser Weise kürzt man nämlich am besten die Formeln dann ab, wenn eine Reihe gleicher Buchstaben und Richtungsindices sich folgen. Jede Sproßgeneration ist durch einen Blütenstand abgeschlossen, die Gesamtlänge des Diagramms beträgt dabei nicht ganz $28\,r$, wenn man mit r den Radius des äußeren Kreises bezeichnet. Zu dieser Figur ist zu bemerken, daß es sich durchaus empfiehlt, den Verlauf der Verbindungslinien dadurch kenntlich zu machen, daß man aus dem Inneren der Kreise, beziehungsweise Doppelkreise die Linien entspringen läßt, während sie den Tochtersproß nur berühren.

II.

V.

VIII.

Fig. 3.

Daß dabei auf die Darstellung mancher Einzelheiten verzichtet werden muß, ist unvermeidlich; das fällt indessen für unsere nächsten Zwecke nicht zu schwer ins Gewicht.

Handelt es sich bei einer Sproßverkettung nicht um Infloreszenzsprosse, wie in Fig. 3, sondern um Laubsprosse, so werden einfache Kreise verwendet. Der Abstand der Kreiszentra ist ein vielfaches von $2\,r$, somit ist bei einem aus $\mathfrak{b}$ sich entwickelnden Sichelsympodium das Zentrum von $\mathfrak{X}_{a2}\mathfrak{B}_{a3}\mathfrak{B}_{a5}$ sechs Durchmesser von $\mathfrak{X}_{a2}$ entfernt. Solche Sprosse, die sich aus $\mathfrak{d}$-Achseln entwickeln, werden also um vier, weitere aus $\mathfrak{f}$-Achseln um sechs Durchmesser in der Mediane entfernt eingetragen werden, solche aus $\mathfrak{h}$-Achseln um acht Durchmesser; nach meinen bisherigen Erfahrungen wird man in der Mediane mit anderen Distanzen wenig oder nicht zu arbeiten haben.

Analog gestaltet sich die Behandlung der Transversalsprosse. Auch hier wird das Maß ihres Abstandes durch die

Nummer des Blattpaares in der Weise bezeichnet, daß das erste Blattpaar, also die Vorblätter, um einen Durchmesser entfernt eingetragen werden, demnach also tangierende Kreise darstellen; die Abstände der die übrigen Achselprodukte markierenden Kreise erhält man in einfachster Weise durch Interpolation zwischen die oben angegebenen Werte.

In Fig. 4 ist ein Baumast dargestellt, der an einer Stelle abgeschnitten wurde, die im Jahre 1902 als $\mathfrak{B}_a$-Sproß

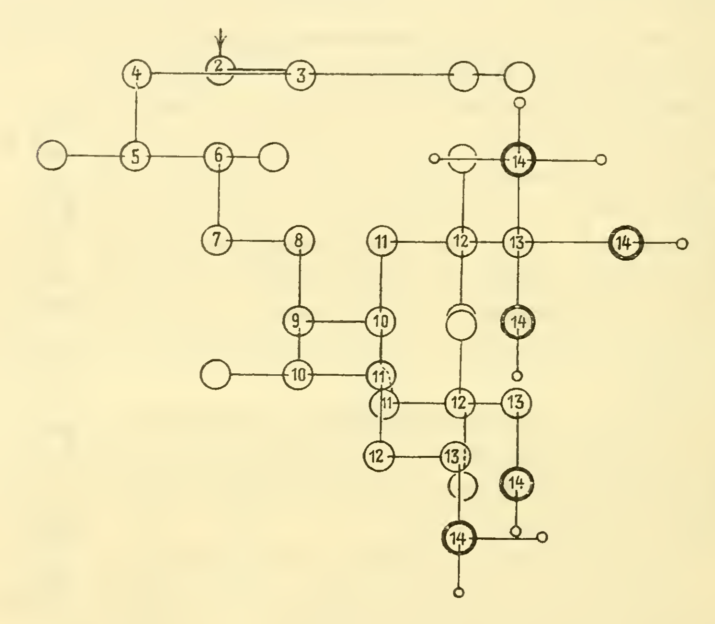


Fig. 4.

ausgetrieben, drei Blattpaare entwickelte. Nur in der rechten Achsel des zweiten Transversalblattes entwickelte sich eine Innovation, die dann sechs Blattpaare trug, um dann aus beiden Achseln des obersten, demnach medianen Blattpaares Sprosse zu bilden, die sich fernerhin sehr ungleich verhalten sollten. Während nämlich der vordere Sproß nur einen Zweig aus $\mathfrak{b}_{a4}$ entwickelt, der dann eingeht, ohne weitere Achselprodukte zu zeitigen, führt der nach hinten fallende Sproß zur Bildung eines ziemlich komplizierten Sympodiums, das im Sommer 1914 zur Bildung von fünf belaubten Sprossen

führte, die hier dick ausgezogen sind. Die kleinen, daran angeschlossenen Kreise bezeichnen die Innovationen, die im Frühsommer 1915 zur Entwicklung gelangen sollten. Die Bezeichnung der dargestellten Kreise ist aus der beigegebenen Tabelle ersichtlich, in der die dick ausgezogenen Sprosse fett gedruckt sind.

- 𝔅a 2 ℭd 3
  - 𝔍a 4 𝔅a 5
  - 𝔍r 4 ℭd 5
    - ℭs 6
    - ℭd 6
      - 𝔅a 7
      - ℭs 7 ℭd 8 ℭs 9
        - 𝔅a 10
          - ℭs 11
          - ℭd 11 ℭs 12 ℭd 13 **ℭs 14**
            - 𝔅a 15
            - ℭd 15
        - ℭd 10
          - ℭs 11 ℭd 12
            - 𝔅a 13 **ℭs 14** 𝔅a 15
            - ℭs 13
            - ℭd 13
          - ℭd 11 ℭs 12
            - 𝔅a 13
              - **ℭs 14** 𝔅a 15
              - **ℭd 14**
                - 𝔅a 15
                - ℭs 15
                - ℭd 15
              - **𝔇a 14** 𝔅a 15
            - ℭs 13
            - ℭd 13

2 7 9 9 11 11 11 11

Fig. 5.

Für spezielle Zwecke läßt sich diese Art von Diagrammen noch modifizieren, wodurch weiterer Platz gespart und dadurch die Darstellungsmöglichkeit wesentlich gesteigert wird. So gibt es Fälle, wo normal die beiden ersten Blattpaare Achselsprosse nicht zur Entwicklung bringen. In solchen Fällen ist es nicht nötig, den Abstand 6 *r* oder 3 *d* für ℭ-Achselprodukte zu nehmen, ein geringeres Ausmaß genügt, so etwa 3 *r*, wie das z. B. in Fig. 5 zur Anwendung gelangt ist. Selbstverständlich folgt dann in der Transversalebene der 𝔈-Sproß mit 5, der 𝔊-Sproß mit 7 *r*

Demnach haben wir in Fig. 5 eine median nach vorne fallende Seitenachse mindestens zweiter Ordnung, die aus der Achsel des nach links fallenden Blattes des fünften Paares einen Sproß entwickelt, der sich aus der analogen, aber nach rechts fallenden Achsel weiter fortsetzt. Dann ist viermal nacheinander das vordere Blatt des zweiten Medianpaares fertil, außerdem beim Oktansproß das nach rechts fallende Blatt des fünften Paares, beim Septimansproß das nach links fallende analoge Blatt, dessen Achselprodukt aus der Achsel des nach vorne fallenden zweiten Paares einen Sproß entwickelt, der sich aus beiden Blättern seines fünften Paares verzweigt. Der nach links fallende Sproß produziert aus der nach links fallenden Achsel des dritten Blattpaares einen Laubsproß und einen Blütensproß aus der nach vorne fallenden Achsel des vierten Paares. Der nach rechts fallende Sproß ist asymmetrisch entwickelt, im Vergleich zu seinem koordinierten eben besprochenen System, indem erst das dritte Transversalblattpaar einen nach rechts fallenden Laubsproß stützt, außerdem das vordere Blatt des zweiten Medianpaares. Bezeichnet man den (relativen) Sekundansproß mit $\mathfrak{X}_{a2}$, so läßt sich die oben graphisch gegebene Verzweigung in folgender Tabelle ausdrücken:

$$\mathfrak{X}_{a}2\,\mathfrak{E}_{s}3\,\mathfrak{E}_{d}4\,\mathfrak{D}_{a}5\,\mathfrak{D}_{a}6\,\mathfrak{D}_{a}7 \begin{cases} \mathfrak{D}_{a}8\;\mathfrak{E}_{d}9 \\ \mathfrak{E}_{s}8\;\mathfrak{D}_{a}9 \begin{cases} \mathfrak{E}_{s}10 \begin{cases} \mathfrak{E}_{s}11 \\ \mathfrak{D}_{a}11 \text{ (Infl.)} \end{cases} \\ \mathfrak{E}_{z}10 \begin{cases} \mathfrak{D}_{a}11 \\ \mathfrak{E}_{d}11 \end{cases} \end{cases} \end{cases}$$

In Fig. 6 ist ein weiteres Verzweigungssystem dargestellt, in welchem nicht weniger als neun konsekutive Tochtersprosse ein Sichelsympodium bilden; als Abschluß der Sympodien treten hier dreierlei verschiedene Sprosse auf, nämlich eine Infloreszenz und zwei Laubsprosse, die alle der zwölften Sproßgeneration angehören; ein Laubsproß der elften und drei der neunten Sproßgeneration, von denen einer im Absterben begriffen, für das Jahr 1915 nicht mehr in Betracht gekommen wäre. In Formeln ausgedrückt, lautet dann das Verzweigungssystem unter Anwendung der oben angegebenen Kürzung wie folgt:

$$\mathfrak{X}_{a2}\mathfrak{T}_{a3}\mathfrak{T}_{a4}\begin{cases}\mathfrak{C}_{d5}\mathfrak{T}_{a6}\mathfrak{C}_{d7}\begin{cases}\mathfrak{C}_{s8}\begin{cases}\mathfrak{C}_{s9}\\\mathfrak{C}_{d9}\\\mathfrak{T}_{a9}\end{cases}\\\mathfrak{T}_{a8}\mathfrak{T}_{a9}\mathfrak{T}_{a12}\ \text{(Infl.)}\end{cases}\\\mathfrak{T}_{a5}\mathfrak{T}_{a6}\mathfrak{T}_{a7}\begin{cases}\mathfrak{C}_{d8}\mathfrak{T}_{a9}\begin{cases}\mathfrak{E}_{s10}\mathfrak{C}_{d11}\mathfrak{C}_{d12}\\\mathfrak{E}_{d10}\mathfrak{D}_{a11}\end{cases}\\\mathfrak{T}_{a8}\mathfrak{T}_{a9}\mathfrak{T}_{a11}\mathfrak{C}_{d12}\end{cases}\end{cases}$$

In Fig. 6 sind die Hauptsympodien, also diejenigen Verbindungslinien, die zu den höchsten Sproßgenerationen führen, stärker ausgezogen; das nämliche gilt von Fig. 7, der die Behandlung eines häufig vorkommenden Falles zeigt.

Vom Mediansproß $\mathfrak{X}_{a2}\mathfrak{D}_{a3}$ gehen 7 Quartansprosse aus, von denen sich die vier Transversalen völlig symmetrisch verzweigen. Nun würde nach den oben entwickelten Grundsätzen die Verbindungslinie, z. B. der $\mathfrak{G}_1$-Sprosse, über die der $\mathfrak{E}_5$-Sprosse fallen, ferner der Quartansproß $\mathfrak{X}_{a2}\mathfrak{D}_{a3}\mathfrak{G}_{s4}$ über den Quintansproß $\mathfrak{X}_{a2}\mathfrak{T}_{a3}\mathfrak{E}_{s4}\mathfrak{T}_{a5}$, ebenso der Quartansproß $\mathfrak{H}_{a4}$ über den Quintansproß $\mathfrak{X}_2\mathfrak{D}_{a3}\mathfrak{F}_{a4}\mathfrak{D}_{a5}$ usw. Die Deckung, welche die Übersichtlichkeit geradezu vernichten würde, kann durch eine kleine Verschiebung vermieden werden, die hier z. B. in der Weise vorgenommen ist, daß der höher inserierte Sproß nach rechts unten gerückt erscheint.

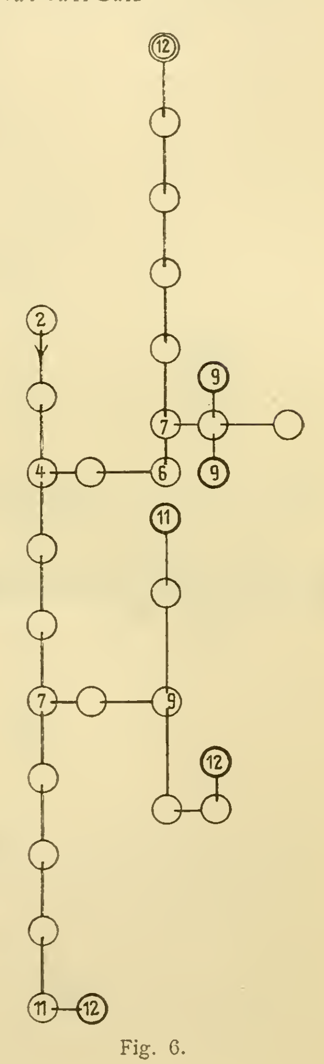


Fig. 6.

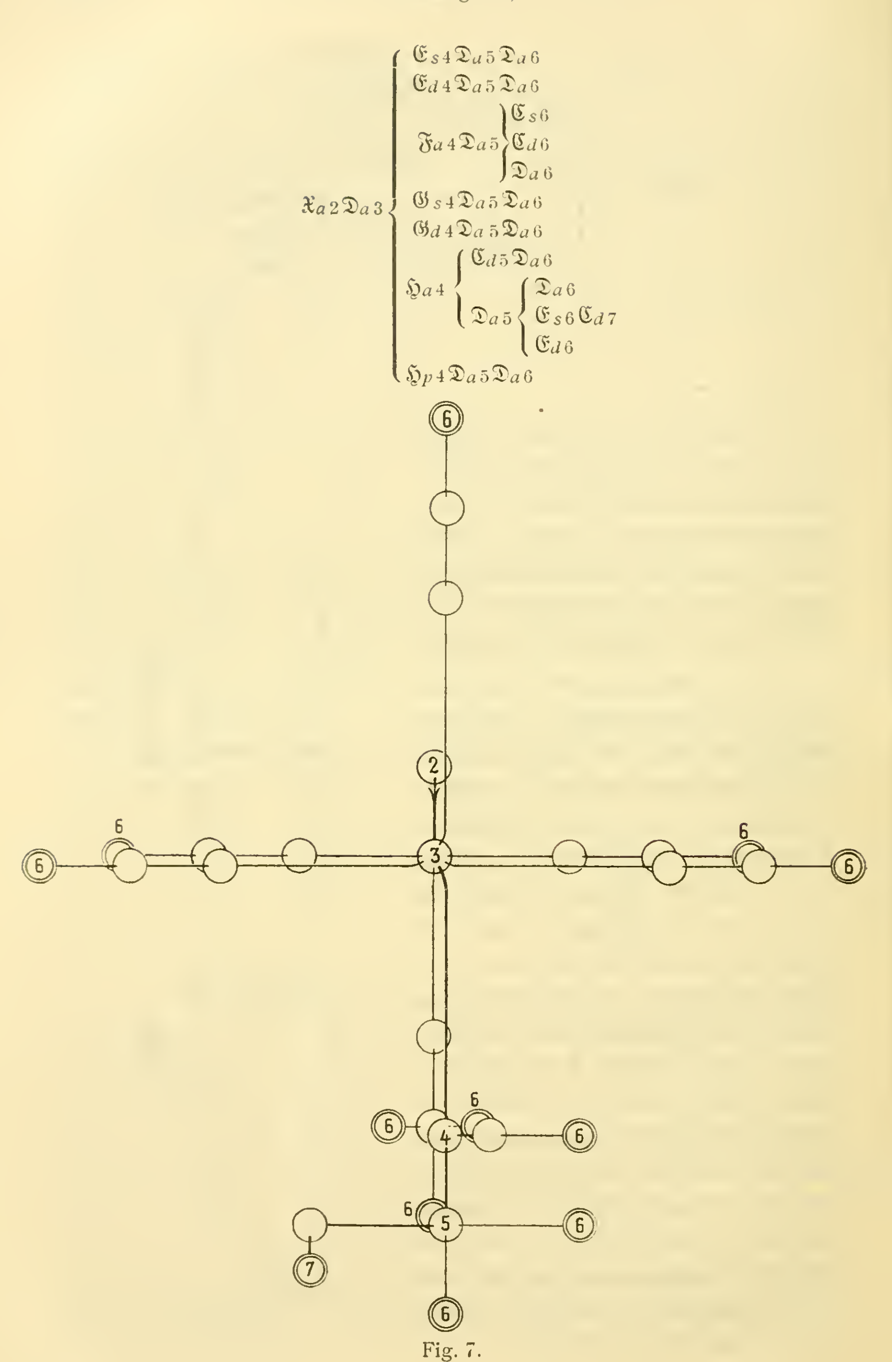

𝔈s4 𝔇a5 𝔇a6
𝔈d4 𝔇a5 𝔇a6
ℭs6
𝔉a4 𝔇a5 ℭd6
𝔇a6
𝔛a2 𝔇a3 𝔊s4 𝔇a5 𝔇a6
𝔊d4 𝔇a5 𝔇a6
ℭd5 𝔇a6
𝔇a6
ℌa4 𝔇a5 𝔈s6 ℭd7
𝔈d6
ℌp4 𝔇a5 𝔇a6
6
2
6
6
3
6
6
6
6
4
6
6
6
5
6
7
6

Fig. 7.

In nebenstehender Tabelle ist eine Übersicht über die unten diagrammatisch dargestellte Verzweigung gegeben; die erwähnten Deckungen sind auch ohne Zuhilfenahme der Tabelle leicht zu identifizieren.

In Fig. 8 ist ein etwas kompliziertes System zur Darstellung gebracht, in welchem Ende 1914 19 beblätterte Zweigenden vorhanden waren. Mit drei der zehnten relativen

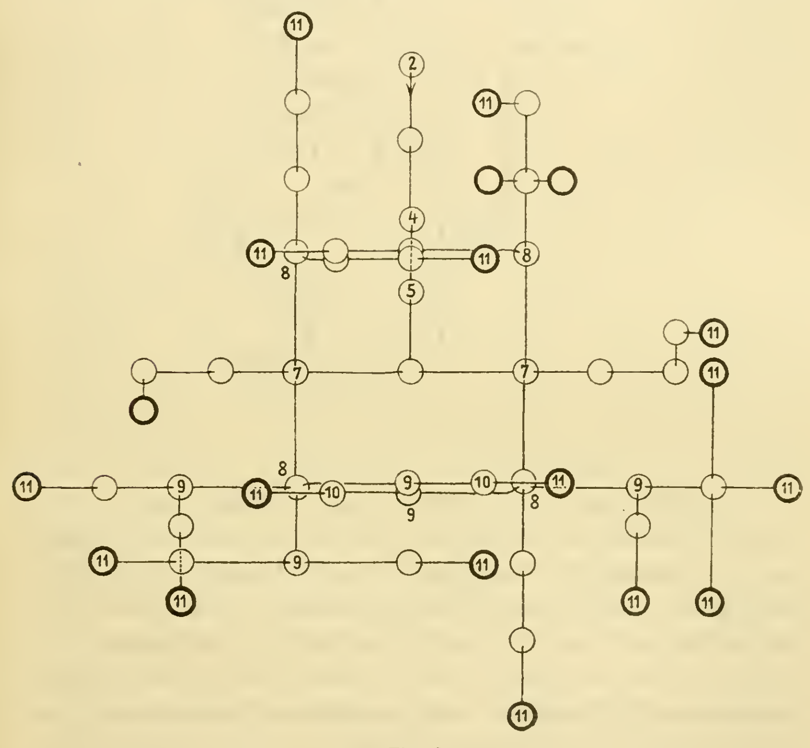


Fig. 8.

Sproßgeneration angehörigen Ausnahmen gehören alle der elften Generation an; zur Erleichterung der Identifizierung mag untenstehende Tabelle dienen. Von einer Beschreibung, wie ich sie der Fig. 5 angedeihen ließ, wird man bei so verwickelten Verhältnissen gewiß gerne Abstand nehmen und selbst aus der im Verhältnis dazu gewiß übersichtlichen Tabelle wird man sich, ohne nachzukonstruieren, kein klares Bild der Verzweigung machen können.

𝔛a 2 𝔇a 3 𝔇a 6
- 𝔈s 7
  - 𝔇a 8 𝔇a 9 ℭd 10
  - 𝔈s 8
    - ℭs 9 𝔇a 10 𝔇a 11
    - 𝔇a 9 𝔇a 10 𝔇a 11
  - 𝔈d 8
    - 𝔇a 9
      - ℭs 10 𝔇a 11
      - 𝔈d 10 𝔇a 11
    - 𝔈s 9
      - ℭd 10 𝔇a 11
      - 𝔇d 10 𝔇a 11
    - 𝔈d 9 𝔇a 10 𝔇a 11
- 𝔈d 7
  - 𝔇a 8 𝔇a 9 ℭd 10 ℭs 12
  - 𝔈s 8
    - 𝔇a 9 𝔇a 10 𝔇a 11
    - 𝔈s 9 𝔇a 10 𝔇a 11
    - 𝔈d 9
      - ℭs 10 𝔇a 11
      - 𝔇a 10
        - 𝔇a 11
        - 𝔈s 11
        - 𝔈d 11
  - 𝔈d 8
    - 𝔇a 9
      - ℭs 10
      - ℭd 10
      - 𝔇a 10 ℭd 11
    - 𝔈d 9 𝔇a 10 𝔇a 11

Ein Einwand, der vielleicht gegen diese Diagrammart erhoben werden könnte, ist der, daß ein Bedürfnis deswegen kaum anzuerkennen sei, weil ja die Anzahl der in einer Baumkrone erreichten Sproßgenerationen nur eine sehr geringe sei, sich nur auf sechs oder sieben beschränke. Das ist zum mindesten eine in den Kreisen der in solchen Dingen versierteren Physiologen eine verbreitete Anschauung, die wohl auf Sachs zurückgehen dürfte; nur von einer einzigen Seite, einem sehr bekannten auswärtigen Forstbotaniker, erhielt ich die Auskunft, daß darüber nichts Zuverlässiges bekannt sei. Tatsächlich beruhen die erwähnten Anschauungen darauf, daß von den Holzgewächsen erst sehr wenige, man darf wohl sagen verschwindend wenige, auch nur einigermaßen analysiert sind, und daß allein diejenigen mit dekussierter Blattstellung, um die es sich uns in erster Linie handelt, zu Tausenden, wenn nicht zu Zehntausenden zählen. Um nur ein Beispiel heranzuziehen, so finden wir unter den 113

Familien, die in den »Indian Trees« von Brandis, wohl bisher dem einzigen zu einem vorläufigen Abschluß gelangten tropisch-dendrologischen Werke, registriert sind, 48 Familien mit teilweise dekussierter und davon 28 mit fast ausschließlich dekussierter Blattstellung. Beschrieben sind in dem Buche über 4000 Holzgewächse, und dabei ist das artenreiche Ceylon sowie Hinterindien und die malayische Halbinsel gar nicht in das Gebiet einbezogen. Darunter befinden sich ungemein umfangreiche Familien, die bisher bei weitem noch nicht ihrer Artenzahl nach bekannt sind, und die sich zum größten Teile noch durch viele Dezennien hindurch und mindestens weit in das nächste Jahrhundert hinein einem eingehenden Studium entziehen werden. Außer anderen Momenten mag an dieser Stelle nur auf die großen, vorerst unüberwindlichen Materialschwierigkeiten hingewiesen werden, da nur ein verschwindender Prozentsatz lebend zugänglich ist, noch weit weniger Arten aber dem Experiment unter geeigneten Bedingungen unterworfen werden können. Ich erinnere hier nur an die Fülle der Rubiaceen, Myrtaceen, Melastomaceen, Asclepiadaceen, Apocynaceen, Bignoniaceen und Verbenaceen, deren Kenntnis größtenteils nur auf einem oder einigen Herbarexemplaren beruht, die irgendwo abgerissen oder abgeschnitten sind, ohne daß der Sammler in der Lage war, näheres über die Achsenverhältnisse zu notieren.

Wie außerordentlich viel auf diesem Gebiet zu tun bleibt, das beweist die Tatsache, daß selbst bei dem hier in vivo zugänglichen Baummaterial, selbst bei dem einheimischen, recht merkwürdige morphologische Eigenheiten zu beobachten sind und das dem Verfasser vorliegende Beobachtungsmaterial, das demnächst zur Veröffentlichung gelangen soll, beweist, daß wir noch sehr im Anfang dendrologischer Kenntnisse stehen.